УДК 595.773.4:591.439—18

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЖИРОВОГО ТЕЛА МУХИ КОМНАТНОЙ *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA, MUSCIDAE) НА РАЗНЫХ ФАЗАХ СОЗРЕВАНИЯ ЯИЧНИКОВ

Л. В. Карпенко

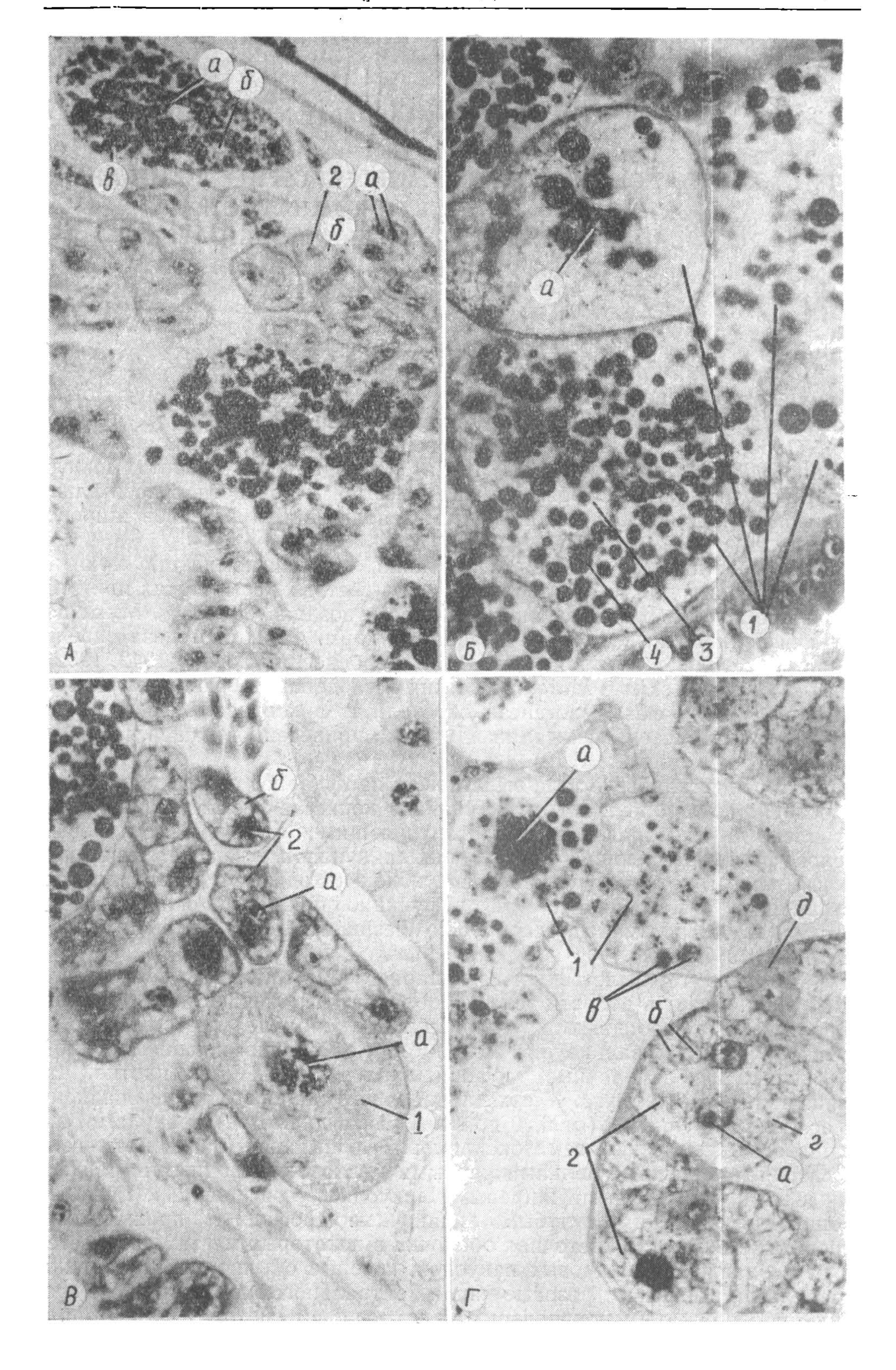
(Киевский государственный университет)

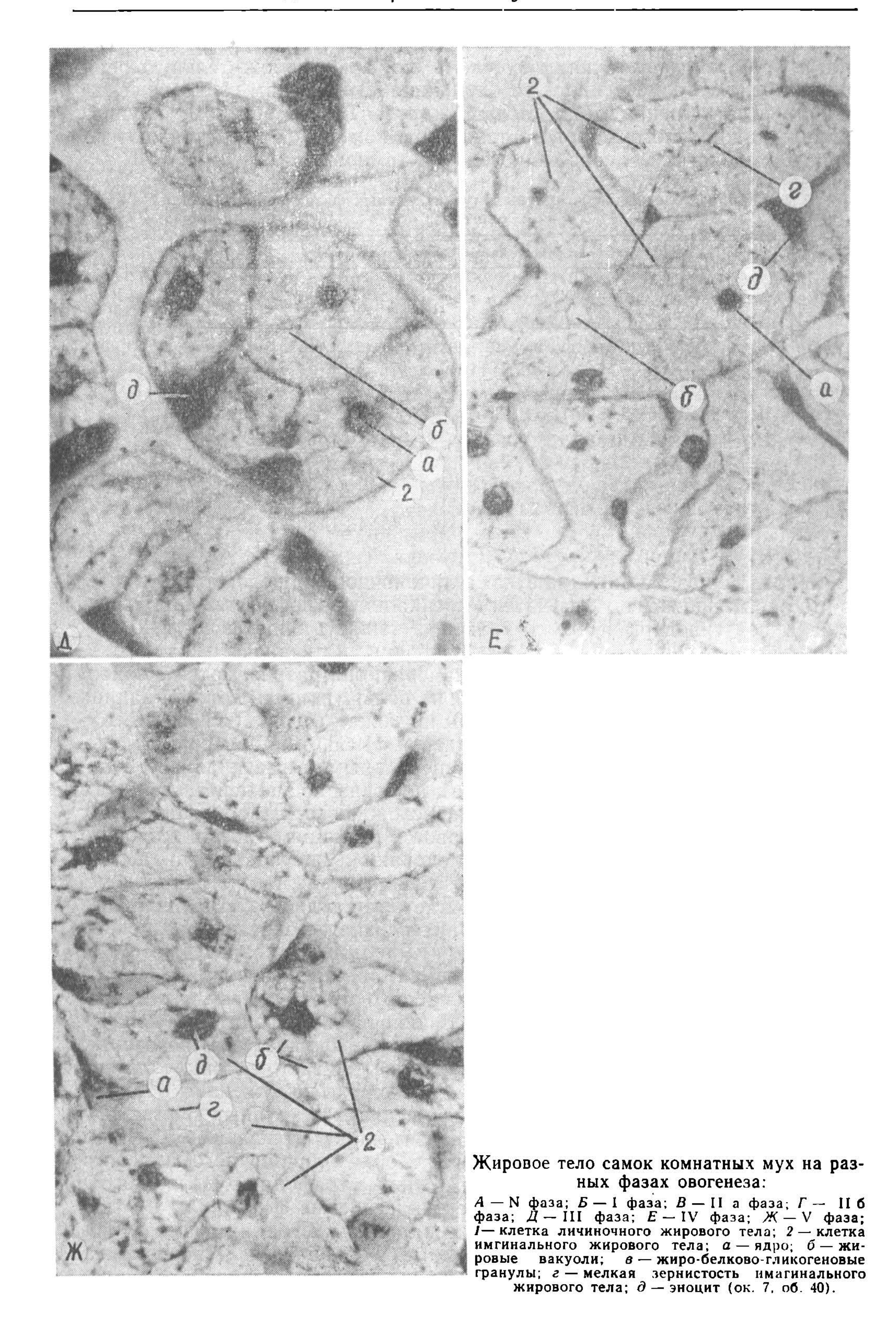
Некоторые сведения с жировом обмене у синантропных мух можно найти в исследованиях Т. К. Михайловой (1955, 1956), Е. С. Куприяновой (1960, 1963), О. И. Солодовниковой (1963, 1967), Висманна (Wiesmann, 1963) и Орра (Orr, 1964, 1964а). Выводы в этих работах иногда противоречивы, в некоторых из них имеются неточности относительно морфологии, динамики накопления и использования резервов жирового тела.

Материалом для наших исследований служили комнатные мухи из лабораторной культуры, содержавшиеся в светлых термостатах при температуре 25° С и относительной влажности воздуха 60—70%. Мухи получали полноценный белково-углеводный корм. Фазы овогенеза определяли по методике, предложенной В. П. Дербеневой-Уховой (1942, 1952). Для гистологических и гистохимических исследований брюшко мухи после определения фазы овогенеза отрезали и фиксировали различными фиксаторами. Методы фиксации и окраски приведены в нашей предыдущей работе (Карпенко, 1972).

Строение жирового тела вылетевших из пупариев синантропных мух в основном подобно таковому куколки в конце ее развития. Оно представлено двумя образованиями: разрушающимся личиночным жировым телом, функционирующим еще у личинок и куколок, и имагинальным жировым телом, которое у личинок и куколок находится в зачаточном состоянии, а у имаго разрастается и функционирует вместо личиночного (Evans A., 1935; Cwilich, Mer, 1954; Wiesmann, 1963; Dählhelm, 1967; Evans J., 1967 и др.).

У только что вылетевших из пупариев самок комнатных мух (яичники на N фазе) в полости тела преобладает личиночное жировое тело. Оно имеет вид свободных округлых крупных (таблица) клеток. Число их у мух значительно варьирует в зависимости от условий питания личинок. В брюшке мух личиночные трофоциты расположены так плотно, что сплющивают друг друга. Клетки личиночного жирового тела заполнены в основном крупными (от 6,20 до 14, 88 *мк* в диаметре) гранулами, окрашиваемые железным гематоксилином в черный цвет разных оттенков, в меньшей степени — мелкими черными белково-углеводными гранулами и немногочисленными жировыми вакуолями (рисунок, *А*). Если окрашенные нильским голубым личиночные трофоциты прижать покровным стеклом, то клеточная оболочка в некоторых местах разорвется и из раздавленных жировых вакуолей, которые обычно замаскированы гранулами, выступают розовые капли нейтрального жира. Крупные гранулы под прижатым покровным стеклом сплющиваются, а затем вновь принимают округлую форму, т. к. они упруги, имеют вязкую консистенцию. После обработки по методу ШИК (на углеводы) гранулы приобре-


а
б
в
2
а
б
А
а
1
4
3
1
Б
б
2
а
а
1
В
а
1
в
д
б
2
г
а
Г



Жировое тело самок комнатных мух на разных фазах овогенеза:

А — N фаза; *Б* — I фаза; *В* — II а фаза; *Г* — II б фаза; *Д* — III фаза; *Е* — IV фаза; *Ж* — V фаза; *1* — клетка личиночного жирового тела; *2* — клетка имгинального жирового тела; *а* — ядро; *б* — жировые вакуоли; *в* — жиро-белково-гликогеновые гранулы; *г* — мелкая зернистость имагинального жирового тела; *д* — эноцит (ок. 7, об. 40).

тают розовую окраску с малиновыми глыбками гликогена на поверхности; с бромфеноловым синим в сулеме они дают положительную реакцию на белок. Голубой цвет при окрашивании нильским голубым свидетельствует о наличии в них кислых жиров. Таким образом, крупные гранулы личиночного жирового тела мухи комнатной представляют собой сложные жиро-белково-гликогеновые комплексы.

Жировое тело самок комнатных мух на разных фазах первого цикла овогенеза

Фаза	Диаметр клеток жирового тела, *мк*	
	личиночного	имагинального
N	101,53±2,66×72,07±2,15	20,36±0,52×13,43±0,35
I	87,23±1,52×68,27±1,97	28,77±0,67×18,55±0,59
II а	62,06±3,89×47,76±2,89	36,63±0,41×26,66±0,72
II б	58,14±1,88×45,38±1,83	45,01±1,18×30,63±1,15
III	—	49,48±1,52×31,15±0,72
IV	—	53,65±1,34×32,95±1,20
V	—	43,24±1,34×28,31±1,11

Наряду со свободными клетками личиночного жирового тела у только что окрылившихся мух имеются имагинальные трофоциты. Они расположены под гиподермой, около трахей, а также в виде изогнутых лент или скоплений вклиниваются между свободными личиночными трофоцитами (рисунок, *А*). Увеличиваясь в размерах, они разрастаются и заполняют как париетально, так и висцерально бо́льшую часть полости задних абдоминальных сегментов. Поэтому мы не можем согласиться с Е. С. Куприяновой (1960) и О. И. Солодовниковой (1963, 1967), которые называют личиночное жировое тело мух висцеральным, а имагинальное — париетальным. Это искусственное деление, не отражающее действительного различия между двумя разными по происхождению, микроскопическому строению, характеру накопления резервов и функциям типами жирового тела у мух. Как показали наши исследования, клетки имагинального жирового тела только что вышедших из пупариев мух в пять раз меньше, чем свободные личиночные жировые клетки (таблица). Имагинальные трофоциты двуядерны, цитоплазма в них плотная с округлыми жировыми вакуолями. В ней много гликогена.

На протяжении первых суток жизни самок яйцевые фолликулы развиваются до I фазы, а в жировом теле происходят отчетливые изменения, начавшиеся еще у куколок. Размеры личиночных трофоцитов и количество гранул в них уменьшаются, часть клеток разрушается. В некоторых трофоцитах отдельные крупные гранулы увеличиваются, они кажутся более светлыми, иногда состоящими из нескольких окруженных ободком шаров, а затем исчезают. На месте разрушающихся крупных гранул возникают вакуоли, заполненные нейтральным жиром (рисунок, *Б*). Таким образом, к концу первых суток жизни мух объем личиночного жирового тела уменьшается, одновременно имагинальные трофоциты увеличиваются, накапливая резервы. На вторые сутки (яйцевые фолликулы на II а фазе овогенеза) количество свободных жировых клеток, их размер и количество гранул в них продолжают заметно уменьшаться. Одновременно с исчезновением личиночного жирового тела (при полноценном белково-углеводном питании) начинает разрастаться имагинальное жировое те-

ло. Цитоплазма клеток уплотняется, в ней кроме гликогена появляются мельчайшие белковые зерна. Область цитоплазмы вокруг ядер уплотняется и в виде лучей направляется к периферии клетки. За ней следует кольцо вакуолей (рисунок, *В*). В конце третьих суток (яичники на II б стадии овогенеза) основная масса личиночного жирового тела исчезает. Оставшиеся клетки сильно изменяются: уменьшаются, приобретают неправильную форму, в них имеются лишь остатки гранул и жировых вакуолей (рисунок, *Г*). Имагинальные трофоциты, накапливая резервные вещества, продолжают увеличиваться. К концу третьих — началу четвертых суток жизни имаго личиночное жировое тело расходуется полностью.

Таким образом, личиночные трофоциты полностью исчезают в первые дни жизни самок мух. В это же время у них развиваются и растут яйцевые фолликулы. Как показали исследования Е. С. Куприяновой (1963) и подтвердили наши данные, яичники у мухи комнатной даже при отсутствии питания развиваются до II а фазы.

Рядом исследователей (Дербенева-Ухова, 1935; Куприянова, 1963; Wiesmann, 1963; Flint, Nelson, Adams, 1971) были проведены специальные опыты, выясняющие роль личиночного жирового тела в развитии яичников. Результаты этих исследований, наши наблюдения, а также отмеченная нами зависимость между фазой развития яичников и состоянием свободных жировых клеток в первые дни жизни самок мух свидетельствуют о том, что резервные вещества, накопившиеся в личиночном жировом теле на преимагинальных стадиях, служат у мухи комнатной главным образом для начального развития яичников, и лишь в незначительной степени расходуются в процессе обмена веществ. Для дальнейшего развития яичников мухам требуется полноценная пища (Дербенева-Ухова, 1935, 1942, 1952; Harlow, 1956; Куприянова, 1960, 1963; Orr, 1964; Спиллер, 1964; Yamamoto, Jensen, 1967 и др.).

Дополнительно мы исследовали жировое тело на первом цикле овогенеза еще у шести видов мух (*Calliphora vicina* R.-D., *Lucilia caesar* L., *Protophormia terraenovae* R.-D., *Phormia regina* Meig., *Muscina stabulans* Flln., *Parasarcophaga argyrostoma* R.-D.). У всех названных видов строение жирового тела (личиночного и имагинального) в общих чертах подобно таковому мухи комнатной. Резервные вещества личиночных жировых клеток с жиро-белково-гликогеновыми гранулами расходуются в первые дни жизни имаго и вновь у мух никогда не возникают. Выводы О. И. Солодовниковой (1967) относительно сохранения крупных гранул у мух на протяжении всей жизни имаго и возможности развития яиц на любом цикле овогенеза за счет растворения порции этих гранул нашими материалами и данными имеющейся в нашем распоряжении литературы (Evans A., 1935; Cwilich, Mer, 1954; Куприянова, 1960; 1963; Wiesmann, 1963; Orr, 1964; Evans J., 1967; Dählhelm, 1967; Adams, Nelson, 1969; Flint, Nelson, Adams, 1971) не подтверждаются.

После полного исчезновения личиночных трофоцитов яйцевые фолликулы достигают III фазы, имагинальные продолжают увеличиваться, светлеют и раздуваются от переполняющего их жира (рисунок, *Д*). В цитоплазме наблюдаются мелкая черная зернистость, дающая положительную реакцию на белок, и глыбки гликогена. В это время основная масса жирового тела оттесняется развивающимися яичниками в конец брюшка. В конце четвертых — начале пятых суток (яичники на IV фазе овогенеза) клетки имагинального жирового тела достигают максимальных размеров, но к концу этой фазы они становятся явственно менее округлыми, их границы — извилистыми (рисунок, *Е*). Когда фолликулы первого порядка достигают V фазы овогенеза, размеры трофоцитов уменьшаются. Клетки еще больше сморщиваются, их многочисленные вакуоли

приобретают неправильную форму (рисунок, Ж). Очевидно, на этой фазе овогенеза расходуются не только питательные вещества, поступающие через гемолимфу из кишечника, но и резервы, накопившиеся в клетках имагинального жирового тела. У самок, уже отложивших яйца, жировое тело выглядит иначе. Клетки вновь увеличиваются, округляются, заполняясь жировыми каплями.

В дальнейшем у самок комнатных мух на разных фазах второго и последующих циклов овогенеза изменения в жировом теле сводятся к увеличению или уменьшению (в зависимости от фазы овогенеза) размеров клеток, изменениям их формы и формы жировых вакуолей. Таким образом, для самок мухи комнатной так же, как и для других мух (Михайлова, 1956; Куприянова, 1960; Огг, 1964 а), характерна цикличность накопления и расходования резервов имагинального жирового тела. В начале каждого цикла, когда в ооцитах еще не началось интенсивное накопление желтка, образующиеся при переваривании пищи питательные вещества откладываются в трофоцитах в виде нейтральных жиров и гликогена. В конце цикла овогенеза они быстро распадаются, и накопленные в жировом теле резервы идут на синтез желтка в яйцеклетках. Цикличность накопления и расходования резервов имагинального жирового тела мухи комнатной наиболее четко проявляется на первых циклах овогенеза. При старении самок эти закономерности нарушаются.

Таким образом, личиночное и имагинальное жировые тела мухи комнатной принимают активное участие в процессе созревания яичников. До II а фазы они развиваются за счет резервных веществ личиночного жирового тела, затем — за счет белковых веществ пищи и жиров, синтезированных и накопленных имагинальным жировым телом. Необходимым условием для этого является полноценное белково-углеводное питание имаго.

ЛИТЕРАТУРА

Дербенева-Ухова В. П. 1935. Влияние питания imago на развитие яичников у Musca domestica L. Мед. паразитол. и паразит. болезни, т. 4, в. 5.

Ее же. 1942. О развитии яичников и имагинальном питании у навозных мух. Там же, т. 11, в. 4.

Ее же. 1952. Синантропные мухи и их эпидемиологическое значение.М.

Карпенко Л. В. 1972. Развитие жирового тела у преимагинальных стадий мухи комнатной — *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae). Вестн. зоол., № 6.

Куприянова Е. С. 1960. Чувствительность к ДДТ и жировой обмен самок Calliphora erythrocephala Mg. на разных стадиях первого цикла овогенеза. В сб.: «Устойчивость членистоногих к инсектицидам». М.

Ее же. 1963. К изучению физиологии синантропных мух и их чувствительности к инсектицидам (жировые резервы Musca domestica L.) на различных стадиях овогенеза. Вестн. МГУ, сер. биол.-почв., № 2.

Михайлова Т. К. 1955. О гонотрофических циклах азиатской саранчи и мухи Protophormia terrae-novae. Сб. работ Ин-та прикл. зоол. и фитопатол., в. 3.

Ее же. 1956. Значение накопления жира для питания и созревания яиц у некоторых насекомых. Там же, в. 4.

Солодовникова О. И. 1963. Роль жировой ткани в цикле развития синантропных мух. Пробл. паразитол. Тез. докл. IV науч. конф. паразитол. УССР. К.

Ее же. 1967. Роль жировой ткани в цикле развития синантропных мух. Зоол. журн., т. XLVI, в. 2.

Спиллер Д. 1964. Питание и диета мускоидных мух. Бюлл. ВОЗ, т. 31, № 4.

Adams T., Nelson D. 1969. Effect of corpus allatum and ovaries on amount of pupal and adult fat body in the housefly, Musca domestica. J. Insect Physiol. v. 15, № 10.

Cwilich R. and Mer G. G. 1954. Determination of the age of the Housefly Musca domestica vicina Macqu. by the persistance of larval fat body cells in the imago. Riv. Parasit., v. 15, № 4.

Dählhelm D. 1967. Die Entwicklung des Fettkörpers bei der Larve von Calliphora erythrocephala Meig. Biol. Zbl., Bd. 86, № 3.

Evans A. C. 1935. Some notes on the biology and physiology of the sheep Blowfly, Lucilia sericata Meig. Bull. Ent. Res., v. 26.

E v a n s J. J. 1967. Development and ultrastructure of the fat body cells and oenocytes of the queensland fruit fly, Dacus tryoni (Frogg.). Ztschr. Zellforch., Bd. 81, № 1.
F l i n t H., N e l s o n D., A d a m s T. 1971. Volume of fat body and ovarian development in adult houseflies irradiated as pupal or adults, J. Insect Phisiol., v. 17, № 1.
H a r l o w P. 1956. A study of ovarial development and its relation to adult nutrition in the blowfly Protophormia terraenovae (R. D.). J. Exp. Biol., v. 33.
O r r C. W. M. 1964. The influence of nutritional and hormonal factors on egg development in the blowfly Phormia regina (Meig.). J. Insect Physiol., v. 10, № 1.
E г о ж e. 1964 a. The influence of nutritional and hormonal factors on the chemistry of the fat body, blood and ovaries of the blowfly Phormia regina (Meig.). Там же.
W i e s m a n n R. D. 1963. Untersuchungen über den larvalen und imaginalen Fettkörper der Imago von Musca domestica. Mitt. Schweiz. entomol. Ges., Bd. 35, № 3—4.
Y a m a m o t o R. T., J e n s e n E. 1967. Ingestion of feeding stimulants and protein by the female housefly, Musca domestica L., J. Insect Physiol., v. 13, № 1.

Поступила 5.IV 1972 г.

HISTOLOGICAL AND HISTOCHEMICAL INVESTIGATION OF *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA, MUSCIDAE) FATTY BODY AT DIFFERENT PHASES OF OVARY MATURATION

L. V. Karpenko

(State University, Kiev)

Summary

In *Musca domestica* L. females that have just flew out of puparia, the fatty body is presented.by two formations different in origin, microscopic structure, character of reserve accumulation: uni-nuclear cells of the larval fatty body and binuclear cells of the imaginal fatty body. The larval and imaginal fatty body takes an active part in ovary maturation. The ovarian follicles to phase IIa develop due to reserve substances of the larval fatty body which is completely utilized during the first days of the fly life. The further development of the ovaries is possible with valuable protein-carbohydrate nutrition of flies at the expense of protein substances contained in food and fats accumulating in cells of the imaginal fatty body and than entering the ovaries.